Die stammesgeschichtlichen Verwandtschaftsbeziehungen der Flußkrebse

Die Stellung der Astacida im phylogenetischen System der Decapoda (Zehnfußkrebse)

S. RICHTER

Abstract

The Closest Relatives of the Crayfishes – the Position of the Astacida in the Phylogenetic System of the Decapoda.

One important task for systematists is the reconstruction of the phylogenetic relationships of taxa. Here I discuss characters for the phylogenetic placement of the crayfishes within the reptant decapods mainly based on the work of SCHOLTZ & RICHTER (1995). Well known taxa such as Palinura, Astacura and Anomura are apparently not monophyletic. The crayfishes are probably not closely related to homarids. Instead they belong to the Fractosternalia also including thalassinids, anomalans and brachyurans. Within the Fractosternalia the crayfishes are either the sister group of the remaining taxa or the sister group of the Thalassinida.

Stapfia 58,
zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums,
Neue Folge Nr. 137 (1998), 213-220

Aufgaben und Methoden einer phylogenetischen Systematik

Flußkrebse sind wie Urzeitkrebse, Wasserflöhe sowie einzelne Vertreter anderer Gruppen der Krebstiere (Crustacea) Süßwasserbewohner. Ihre nächsten Verwandten leben jedoch (bis auf wenige Ausnahmen) wie die Mehrzahl der Krebstierarten im Meer. Auch



Abb. 1:
Verschiedene Vertreter der Decapoda Reptantia: obere Reihe von links nach rechts: *Cherax destructor* (Astacida), *Birgus latro* (Anomala), *Ibacus peronii* (Achelata); mittlere Reihe: *Geocarcoidea natalis* (Brachyura), *Lomis hirta* (Anomala), *Enoplometopus debelius* (Homarida), *Petrolisthes lamarckii* (Anomala), *Albunea symnista* (Anomala), *Coenobita sp.* (Anomala); untere Reihe: *Callianassa australiensis* (Thalassinida), *Pisa nodipes* (Brachyura).

sie sind populär und gehören zu den „typischen" Krebstieren. Zu ihnen zählen Hummer, Langusten und Bärenkrebse, Maulwurfskrebse, Einsiedler- und Furchenkrebse und schließlich die echten Krabben. Alle diese Gruppen können trotz ihrer recht unterschiedlichen Gestalt als Decapoda Reptantia zusammengefaßt werden (Abb. 1).

Zu den Aufgaben einer zeitgemäßen Systematik gehört die Rekonstruktion der stammesgeschichtlichen (phylogenetischen) Verwandtschaftsbeziehungen der einzelnen Tiergruppen. Dabei wird nach Methoden verfahren, die der Entomologe Willi HENNIG ab 1950 entwickelt und formuliert hat. Ziel einer Rekonstruktion der phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen ist es, das jeweils nächst verwandte Taxon (eine Gruppe von Arten oder auch eine einzelne Art), die sogenannte Schwestergruppe, zu finden. Zwei Schwestergruppen gehen damit auf einen nur ihnen gemeinsamen Vorfahren (ihre Stammart) zurück. In einem ersten Schritt ist es notwendig, zwischen den verschiedenen Arten gemeinsame Merkmale zu erkennen. Dabei muß jedoch beachtet werden, daß nur Merkmale verwendet werden sollen, die tatsächlich auf eine gemeinsame Abstammung hindeuten (Homologien) und die nicht nur Zeichen ähnlicher Lebensweise sind (Konvergenzen). Der entscheidende Unterschied gegenüber einer traditionellen und vielleicht auch eher intuitiven Systematik besteht nun aber darin, daß die gemeinsamen homologen Merkmale zwischen zwei Taxa nicht einfach summiert werden, sondern nach abgeleiteten (apomorphen) und ursprünglichen (plesiomorphen) Merkmalen unterschieden werden. Für eine Rekonstruktion der phylogenetischen Beziehungen können dabei nur die apomorphen Merkmale herangezogen werden. Nur sie deuten auf eine Schwestergruppenbeziehung. Dabei wird davon ausgegangen, daß diese Merkmale in der direkten Vorfahrenreihe (Ahnenlinie) der beiden Schwestergruppen evolviert wurden. Die beiden Schwestergruppen bilden somit eine geschlossene Abstammungsgemeinschaft (Monophylum). Ein einfaches Beispiel soll das verdeutlichen (in Anlehnung an AX 1984; Abb. 2): Für eine Rekonstruktion der Verwandtschaftsbeziehungen der Menschenaffen einschließlich des Menschen kann der Besitz eines Felles, also eines mehr oder weniger geschlossenen Haarkleides, nicht herangezogen werden. Zwar ist dieses ein homologes Merkmal, welches Orang Utan, Gorilla und die beiden Schimpansenarten vereint, doch handelt es sich hierbei um ein plesiomorphes Merkmal, wie ein Blick auf die übrigen Säugetierarten leicht verrät. Die Vorfahren des heutigen Menschen haben das Fell, dessen Reste wir weiterhin an uns feststellen können, verloren. Über die Schwestergruppenbeziehungen läßt sich mit Hilfe dieses Merkmales somit keine Aussage treffen. Vielmehr sind Gorilla und die beiden Schimpansenarten mit dem Menschen näher verwandt als mit dem Orang Utan. Das läßt sich überzeugend u. a. durch die Verschmelzung von zwei Handwurzelknochen begründen, ein Merkmal, das dem Orang Utan und allen übrigen Affen fehlt. Was zählt, ist also nicht die Gesamtähnlichkeit, sondern entscheidend sind einzelne Merkmale (Apomor-

phien), die auf eine exklusive gemeinsame Abstammung deuten. Der Gorilla, die beiden Schimpansenarten und der Mensch bilden damit eine geschlossene Abstammungsgemeinschaft (Monophylum). Dieses Beispiel zeigt auch, daß die Klassifikation in der Zoologie nicht in jedem Fall den Anforderungen einer phylogenetischen Systematik genügt, wird man doch noch viele Lehrbücher finden, in denen die Menschenaffen (Pongidae) aufgrund ihrer allgemeineren Ähnlichkeit zusammengefaßt und dem Menschen gegenübergestellt werden. Wir werden solcherart Beispiele auch in der stammesgeschichtlichen Verwandtschaft der Flußkrebse kennenlernen.

Flußkrebse gehören zu den Zehnfußkrebsen

Flußkrebse gehören neben den schon zu Beginn genannten Taxa der Reptantia sowie dem Verwandtschaftskreis der Garnelenartigen (Natantia) zu den Zehnfußkrebsen (Decapoda). Diese bilden ein Monophylum, welches sich durch eine Reihe von Apomorphien begründen läßt: dazu gehören die Verbindung des Carapax mit den dorsalen Anteilen aller acht Thoraxsegmente, die Ausbildung von mindestens zwei Kieferfüßen (Maxillipeden) und der Besitz eines Scaphognathiten, einer Bildung der 2. Maxille, die einen Wasserstrom erzeugt und damit einen wichtigen Beitrag für die Atmung der Decapoda liefert.

Innerhalb der Decapoda werden die vorwiegend schwimmenden Formen als Natantia und die vorwiegend bodenbewohnenden Formen als Reptantia unterschieden (BOAS 1880). Allerdings handelt es sich bei den Natantia nicht um eine geschlossene Abstammungsgemeinschaft, sondern um eine Gruppe, die aufgrund einer allgemeinen Ähnlichkeit (wie die Menschenaffen) zusammengefaßt werden, ohne daß damit die tatsächlichen phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen wiedergegeben werden. Tatsächlich sind Teilgruppen der Natantia näher mit den Reptantia verwandt als mit den übrigen Natantia. So werden bei Vertretern einiger Gruppen der Natantia ebenso wie bei den Reptantia die Eier an den Schwimmbeinen (Pleopoden) befestigt. Die entsprechenden Taxa werden als Pleocyemata zusammengefaßt. Vertreter anderer Taxa der Natantia geben dagegen die Eier in das freie Wasser ab, wie es auch bei vielen anderen Krebstieren der Fall ist (BURKENROAD 1963). Aufgrund dieser phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen erweist sich auch eine andere Gruppierung, die der „Langschwanzkrebse“ oder Macrura, die neben den Natantia auch die Astacura und Palinura umfaßt, als nicht mehr vertretbar.

Die vorwiegend bodenbewohnenden Reptantia lassen sich dagegen gut als Monophylum begründen. Sie besitzen eine Reihe nur ihnen eigener Apomorphien. Dazu gehören ein dorsoventral abgeflachter Körper, eine scherenartige Bildung am fünften Schreitbein (Pereiopod), vornehmlich wohl mit Reinigungsfunktion (Abb. 3A), und eine spezifische Körperhaltung bei der Spermienübertragung, bei der die Geschlechter Kopf an Kopf, die Ventralseiten gegenüber, orientiert sind, während bei den Garnelenartigen die beiden Partner in einem 90° Winkel zueinander angeordnet sind.

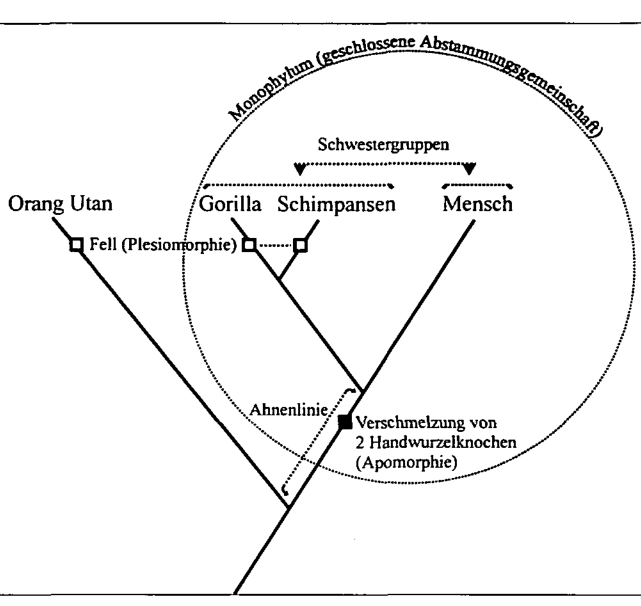


Abb. 2: Phylogenetisches Verwandtschaftsdiagramm von Menschenaffen und Mensch zur Erläuterung einiger Begriffe der phylogenetischen Systematik.

Innerhalb der Reptantia werden nun traditionell (siehe GRUNER 1993 für verschiedene Möglichkeiten der Klassifikation der Decapoda) vier höhere Taxa unterschieden: die Astacura (mit Flußkrebsen, Hummern u. a.), die Palinura (mit Langusten und Bärenkrebsen), die Anomura („Mittelkrebse“, mit Einsiedlerkrebsen, Maulwurfskrebsen, Furchenkrebsen u. a.) und die Brachyura (die echten Krabben oder „Kurzschwanzkrebse“). Eine phylogenetische Analyse dieser Gruppen (SCHOLTZ & RICHTER 1995) hat jedoch ergeben, daß es sich bei den drei erstgenannten wahrscheinlich nicht um geschlossene Abstammungsgemeinschaften handelt, sondern um Ähnlichkeitsgruppierungen, die wiederum denen der Menschenaffen oder der Natantia entsprechen. Nur bei den Brachyura soll es sich um ein Monophylum handeln,

doch auch letzteres wird aufgrund molekularer Untersuchungen bestritten (SPEARS et al. 1992).

Vorschlag für ein phylogenetisches System der bodenbewohnenden Zehnfußkrebse (*Decapoda Reptantia*)

Im folgenden soll nun ein phylogenetisches System der Decapoda Reptantia vorgestellt werden, welches weitgehend dem Vorschlag von SCHOLTZ & RICHTER (1995) folgt (Abb. 4). Bei dieser Untersuchung wurden Merkmalskomplexe der externen Morphologie, Anatomie, Ontogenese, Spermien- und Gehirnstruktur herangezogen. Hier möchte ich mich jedoch auf einige wenige, leicht nachvollziehbare Merkmale beschränken. Dabei soll an dieser Stelle betont werden, daß auch die Schlußfolgerungen der Systematik, wie die in allen wissenschaftlichen Disziplinen, Hypothesencharakter besitzen.

Weitere Untersuchungen werden zeigen, welche der Schlußfolgerungen Bestand haben und welche in der Zukunft revidiert werden müssen.

Welches sind nun die basalen, ranghöchsten Schwestergruppenbeziehungen innerhalb der Reptantia? Diese Frage könnte vereinfacht auch lauten: Welches Taxon ist innerhalb der Reptantia das ursprünglichste? Allerdings muß bei dieser Formulierung bedacht werden, daß es keine ursprünglichen – oder gar primitiven – Arten oder Taxa gibt, sondern daß jede Art und jedes Taxon durch ein Muster aus ursprünglichen und abgeleiteten Merkmalen charakterisiert wird. Als ursprünglich kann also nur ein Taxon mit einer hohen Anzahl ursprünglicher Merkmale verstanden werden.

Schwestergruppe aller übrigen Reptantia sind vermutlich die Polychelida (Abb. 5), eine relativ artenarme Gruppe, deren tiefseebewohnenden Vertreter durch den Besitz von einer Schere an jedem der fünf Pereiopoden (insgesamt besitzen die Tiere natürlich zehn Schreitbeine, doch ist es üblich nur eine Körperseite zu zählen) ausgezeichnet sind. Bezüglich des 5. Pereiopoden gilt dieses allerdings nur für die Weibchen. Dabei handelt es sich jedoch nur bei der Schere des 4. Pereiopoden um eine Apomorphie dieses Taxons, da Scheren an den ersten drei Pereiopoden auch bei

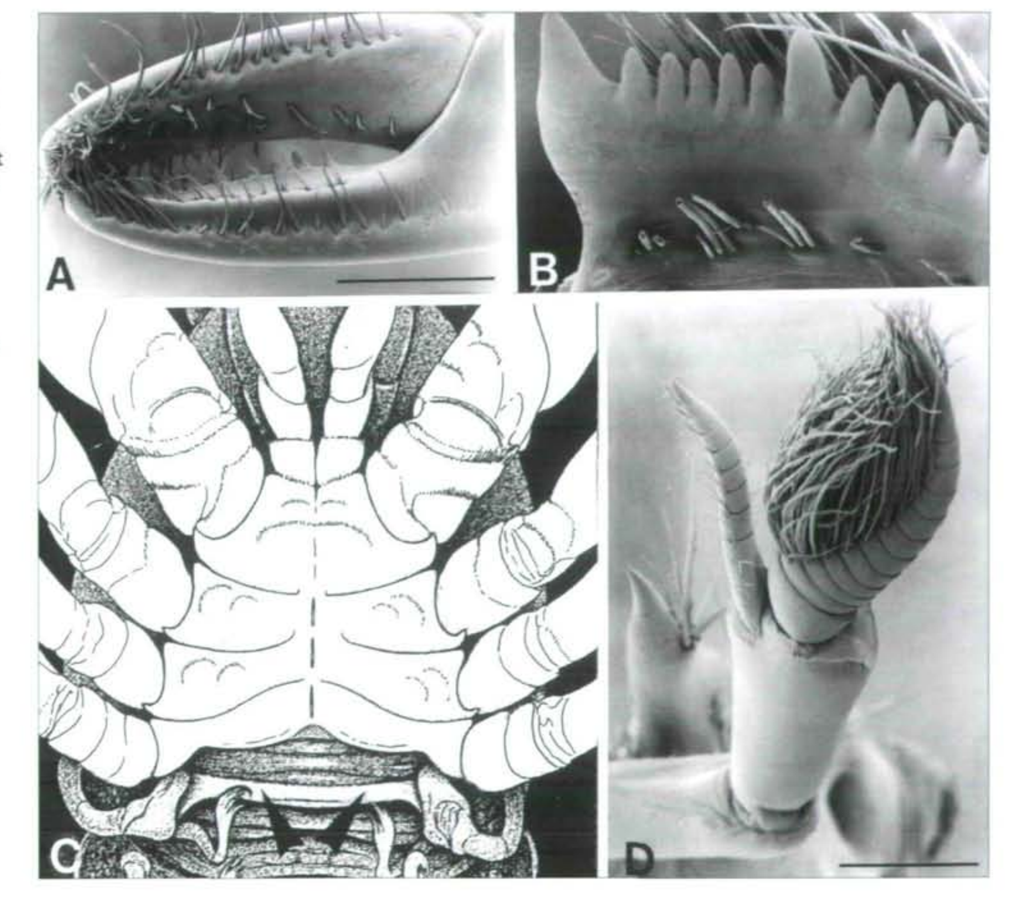


Abb. 3:
Ausgewählte Merkmale zur Etablierung eines phylogenetischen Systems der Reptantia. A: Schere des 5. Pereiopoden von *Polycheles typhlops* (REM; Maßstab: 0,5 mm); B: 3. Maxilliped mit *crista dentata* von *Orconectes limosus* (REM; Maßstab: 0,5 mm); C: Sternum von *Galathea squamifera*. Pfeile deuten auf das letzte Thorakalsternit (Zeichnung: P. ADAM); D: 1. Antenne von *Galathea squamifera* (REM; Maßstab: 0,5 mm). Abbildungen verändert nach SCHOLTZ & RICHTER (1995).

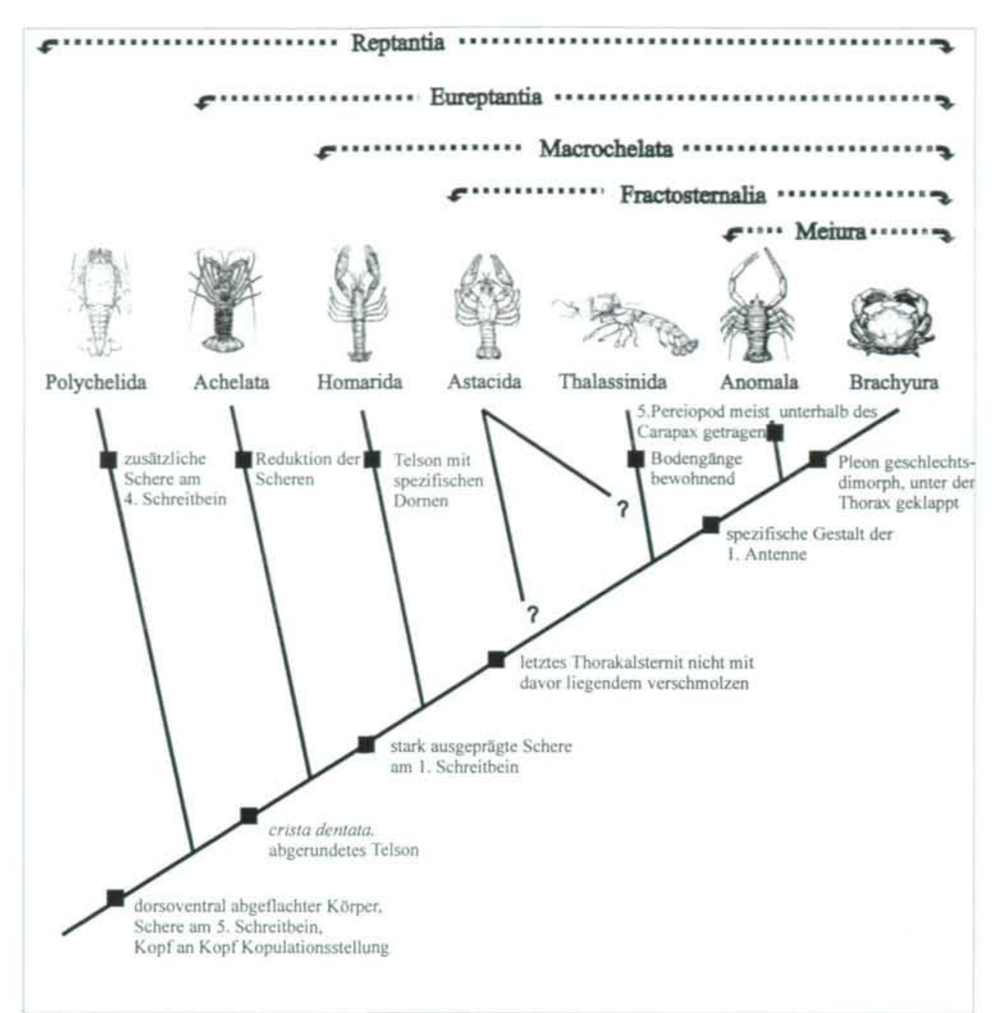


Abb. 4:
Phylogenetisches Verwandtschaftsdiagramm der Decapoda Reptantia. Stellung der Flußkrebse (Astacida) im System. Abbildungen verändert aus HOLTHUIS (1991) und GRUNER (1993).

verschiedenen Garnelenartigen und verschiedenen Reptantia zu finden sind.

Alle übrigen Taxa lassen sich als Eureptantia zusammenfassen, die sich mit Hilfe einiger Apomorphien von den Polychelida abgrenzen lassen, die den – auch den Garnelenartigen eigenen – plesiomorphen Merkmalszustand beibehalten haben. So besitzen Vertreter aller höheren Taxa der Eureptantia eine Reihe kleiner chitinöser Zähne, eine sogenannte *crista dentata*, auf dem Ischium des 3. Maxillipeden (Abb. 3B). Eine solche *crista*

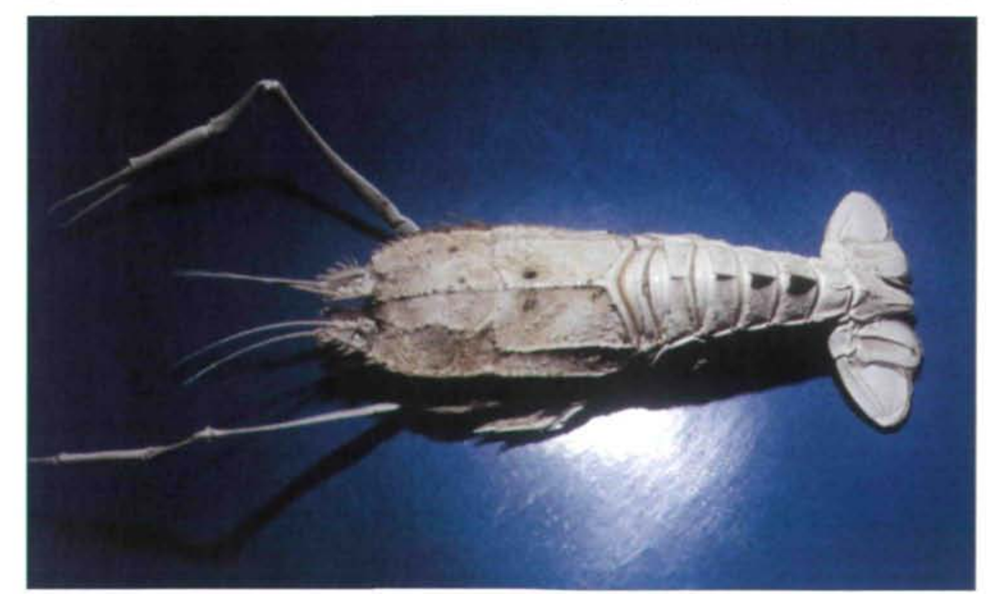


Abb. 5:
Habitus von *Polycheles typhlops* (Polychelida).

fehlt den Polychelida und den Garnelenartigen. Ein zweites Merkmal betrifft die Form des Telsons: als Neuerwerbung kann ein abgerundetes, mehr oder weniger quadratisches Telson angeführt werden, während die Polychelida – ebenso wie die garnelenartigen Decapoda – ein spitz zulaufendes Telson besitzen. Ein spitzzulaufendes dreieckiges Telson besitzen allerdings auch viele Krabben, doch kann dieses als

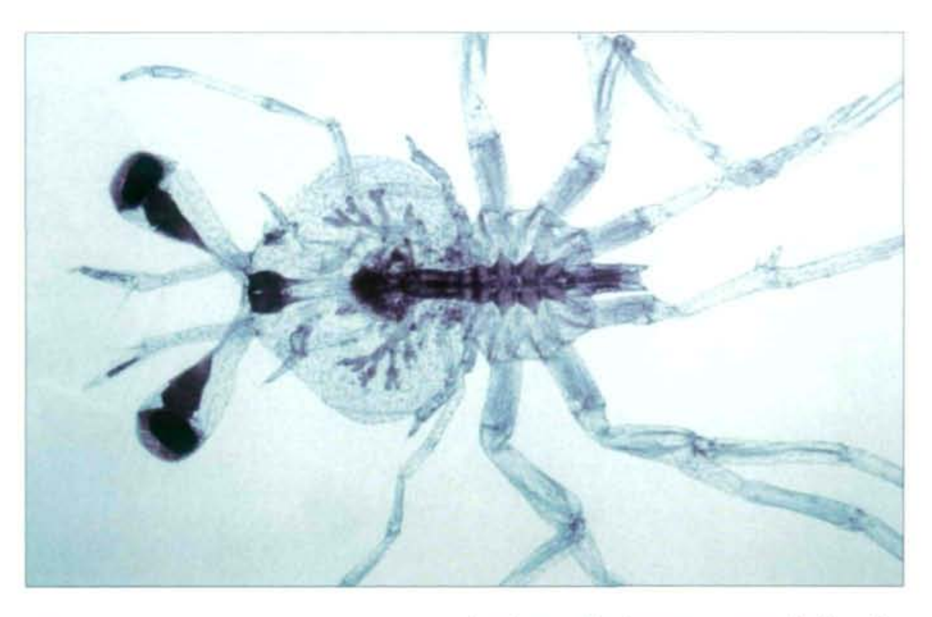


Abb. 6: Phyllosoma-Larve.

sekundäre Erscheinung innerhalb der Brachyura gedeutet werden (SCHOLTZ & RICHTER 1995).

Ein Taxon Palinura (BORRADAILE 1907), bestehend aus Polychelida auf der einen und den Langusten (Palinuridae, Synaxidae) und Bärenkrebsen (Scyllaridae) auf der anderen Seite, stellt somit keine geschlossene Abstammungsgemeinschaft dar. Langusten und Bärenkrebse zusammen bilden dagegen sehr wahrscheinlich ein Monophylum (die Achelata nach SCHOLTZ & RICHTER 1995), gekennzeichnet u. a. durch eine spezifische Larve, die Phyllosoma-Larve (z. B. GURNEY 1942; Abb. 6), und durch das Fehlen von Scheren (mit Ausnahme der des 5. Pereiopoden der Weibchen).

Die übrigen Reptantia können als Monophylum zusammengefaßt werden, für das der Name Macrochelata vorgeschlagen wurde (SCHOLTZ & RICHTER 1995). Dessen Vertreter besitzen in der Regel eine besonders stark ausgeprägte große Schere am 1. Pereiopoden verglichen mit denen der nachfolgenden Extremitäten.

Innerhalb der Macrochelata läßt sich eine Schwestergruppenbeziehung zwischen den Homarida (Hummer u. a.) und den übrigen Taxa wahrscheinlich machen. Die Homarida besitzen wie Langusten und Bärenkrebse und auch die Polychelida ein (unterschiedlich differenziertes) einheitliches Sternum. Als abgeleitet kann dagegen angesehen werden, daß das Sternit des letzten Thorakalsegmentes, also das des 5. Pereiopoden, von dem davor liegenden getrennt ist (Abb. 3C). Die Beweglichkeit des 5. Pereiopoden wird dadurch erhöht. Aufgrund dieses Merkmals, welches allerdings von den Brachyura, bei denen alle Thorakalsternite miteinander verschmolzen sind, nicht geteilt wird, läßt sich ein Monophylum Fractosternalia begründen.

Innerhalb der Fractosternalia bleiben nun noch die Anomura und die Brachyura zu behandeln, ehe wir abschließend auf die Position der Flußkrebse im System der Reptantia zu sprechen kommen können. Die Krabben oder Brachyura lassen sich gut als geschlossene Abstammungsgemeinschaft begründen, wenn auch einige Merkmale, die wir als typisch für die Krabben ansehen, erst innerhalb dieses Taxons evolviert wurden. Als Apomorphien, die für die gesamten Brachyura gelten, können jedoch der abgeflachte und unter den Thorax gelegte Hinterleib (das Pleon) sowie dessen bei den Geschlechtern deutlich unterschiedliche Gestalt (das Pleon der Männchen ist schmaler als jenes der Weibchen) angeführt werden. Als gegen eine Monophylie der Brachyura sprechend werden Übereinstimmungen in der Gestalt der Larven der ursprünglichen Brachyura und Vertretern der Anomura gesehen (z. B. GURNEY 1942). Dabei handelt es sich jedoch wahrscheinlich um plesiomorphe Merkmale, die nicht für die Rekonstruktion der Verwandtschaftsbeziehungen angeführt werden können.

Die Anomura (nach BORRADAILE 1907), bestehend aus den Maulwurfskrebsen (Thalassinida) auf der einen und den Einsiedlerkrebsen (Paguroidea), Furchenkrebsen (Galatheoidea) sowie Lomoidea und Hippoidea auf der anderen Seite, sind wahrscheinlich nicht monophyletisch. Vielmehr können die letztgenannten als Anomala zusammengefaßt und den Brachyura als Schwestergruppe gegenübergestellt werden. Anomala und Brachyura

(vereinigt zu den Meiura) bilden dann die Schwestergruppe zu den Thalassinida.

Die Meiura (SCHOLTZ & RICHTER 1995) lassen sich u. a. durch den Besitz einer spezifisch gestalteten 1. Antenne vereinigen. Diese trägt zwei ungleich geformte Flagellen (ein äußeres dickeres mit vielen Sinnesborsten und ein inneres wenig beborstetes dünneres Flagellum). Zudem ist der Antennenstiel zweifach geknickt (Abb. 3D). Die Anomala, die so unterschiedliche Taxa wie u. a. die Einsiedlerkrebse, die Steinkrabben und die Furchenkrebse vereinigen, werden durch einen verkleinerten und zeitweise unter dem Carapax getragenen 5. Pereiopoden – daher scheinen manche dieser Zehnfußkrebse nur acht Schreitbeine zu besitzen – begründet. Auch bei den Larven der Anomala befindet sich der 5. Pereiopod in einer spezifischen Position nach innen versetzt, einmalig im Reich der Zehnfußkrebse. Die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Anomala können nicht Thema dieses Beitrages sein. Hierzu finden sich jedoch Angaben bei RICHTER & SCHOLTZ (1994).

Die Thalassinida oder Maulwurfskrebse lassen sich durch das Bauen und Bewohnen von vertikalen Gängen im Meeressand als geschlossene Abstammungsgemeinschaft begründen. Eine ganze Reihe weiterer Merkmale werden von POORE (1994) angeführt.

Die Stellung der Flußkrebse im System der Zehnfußkrebse

Wie lassen sich nun schließlich die Flußkrebse (zur Angleichung an die übrigen Taxonnamen von SCHOLTZ & RICHTER 1995 als Astacida bezeichnet) in das phylogenetische System der Reptantia eingliedern. In vielen Klassifikationen (erstmals BORRADAILE 1907) werden Astacida und Homarida zusammen als Astacura angeführt. Und in der Tat sind die Ähnlichkeiten zwischen beiden Taxa groß: sie besitzen einen kräftigen muskulösen Hinterleib, eine große Schere am 1. Pereiopoden, zwei weitere Scheren an den beiden nachfolgenden Extremitäten, eine 1. Antenne mit zwei mehr oder weniger gleich gestalteten wenig beborsteten Flagellen und noch eine ganze Reihe weiterer Übereinstimmungen. Doch ein Blick auf die einzelnen Merkmale zeigt, daß diese Übereinstimmungen auch von jeweils anderen Taxa geteilt werden. Es handelt sich also nicht um ausschließlich Homarida und Astacida eigene Apomorphien. Für ein Monophylum Astacura lassen sich keine überzeugenden Merkmale finden. Dagegen besitzen die Flußkrebse mindestens eine Übereinstimmung mit den Fractosternalia, nämlich die für dieses Taxon namengebende, ein nicht mit dem davor liegenden verschmolzenes letztes Thorakalsternit (Abb. 7).

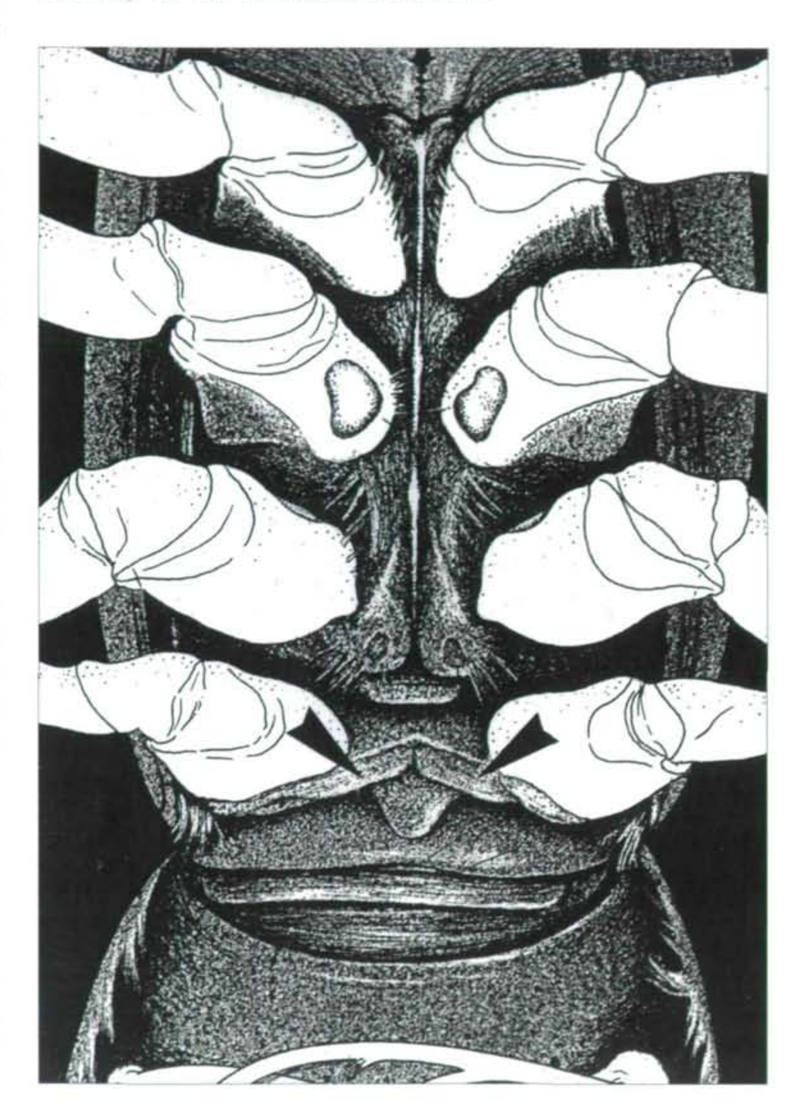


Abb. 7:
Sternum von *Cherax destructor* (Astacida). Pfeile deuten auf das letzte Thorakalsternit (Zeichnung: P. ADAM). Abbildung verändert nach SCHOLTZ & RICHTER (1995).

Nach SCHOLTZ & RICHTER (1995) könnten die Astacida die Schwestergruppe aller übrigen Fractosternalia (also von Thalassinida und Meiura) bilden, doch auch eine Schwestergruppenbeziehung zu den Thalassinida ist möglich. Die Frage, ob die Astacida selbst ein Monophylum bilden, ist Thema eines anderen Beitrages (SCHOLTZ in diesem Band).

Zusammenfassung

Eine der vorrangigen Aufgaben einer biologischen Systematik ist die Rekonstruktion der stammesgeschichtlichen (phylogenetischen) Verwandtschaftsbeziehungen der Organismen. Bei dieser Rekonstruktion ist nach den Prinzipien einer konsequent phylogenetischen Systematik, wie sie von dem Entomologen Willi HENNIG entwickelt wurde, zu verfahren. Die Flußkrebse gehören demnach zu den Decapoda Reptantia, den vornehmlich bodenbewohnenden Zehnfußkrebsen. Bekannte Taxa dieser Tiergruppe, wie die Palinura, die Anomura und auch die Astacura stellen wahrscheinlich keine geschlossenen Abstammungsgemeinschaften (Monophyla) dar. Das bedeutet auch, daß die Hummer wahrscheinlich nicht die die nächsten Verwandten der Flußkrebse sind. Vielmehr läßt sich eine nahe Verwandtschaftsbeziehung der Flußkrebse zu den Thalassinida, Anomala und Brachyura begründen, die alle gemeinsam als Fractosternalia vereinigt werden können. Innerhalb der Fractosternalia könnten die Flußkrebse die Schwestergruppe aller übrigen Taxa oder aber auch nur der Thalasssinida darstellen.

Literatur

AX P. (1984): Das Phylogenetische System. — G. Fischer Verl., Stuttgart.

BOAS J.E.V. (1880): Studier over Decapodernes Slaegtskabsforhold. — Videnskabelege Selskab Skrifter 6. Raekke, naturvidenskabeleg og mathematisk Afd. **I.2**: 25-210.

BORRADAILE L.A. (1907): On the classification of the decapod crustaceans. — Annals and Magazines of Natural Hist. (7) **19**: 457-486.

BURKENROAD M.D. (1963): The evolution of the Eucarida, (Crustacea, Eumalacostraca), in relation to the fossil record. — Tulane Studies in Geology **2**: 2-17.

GRUNER H.-E. (1993): Crustacea. In: GRUNER H.-E. (Hrsg.): Lehrbuch der Speziellen Zool., Bd. **I**, 4. Teil. Arthropoda (ohne Insecta): 448-1030. — G. Fischer Verl., Jena.

GURNEY R. (1942): Larvae of decapod Crustacea. — Ray Society, London.

HENNIG W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. — Deutscher Zentralverl., Berlin.

HOLTHUIS L.B. (1991): FAO species catalogue. Vol. 13. Marine lobsters of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries known to date. — FAO Fisheries Synopsis No. 125 **13**: 1-292.

POORE G.C.B. (1994): A phylogeny of the families of Thalassinidea (Crustacea: Decapoda) with keys to families and genera. — Memoirs Mus. Victoria **54**: 79-120.

RICHTER S. & G. SCHOLTZ (1994): Morphological evidence for a hermit crab ancestry of lithodids (Crustacea, Decapoda, Anomala, Paguroidea). — Zool. Anzeiger **233**: 187-210.

SCHOLTZ G. & S. RICHTER (1995): Phylogenetic systematics of reptantian Decapoda Malacostraca: Crustacea). — Zool. J. Linnean Society **113**: 289-328.

SPEARS T., ABELE L. G. & W. KIM (1992): The monophyly of brachyuran crabs: a phylogenetic study based on 18S rRNA. — Systematic Biology **41**: 446-461.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Stefan RICHTER
Institut für Biologie
AG Vergleichende Zoologie
Humboldt Universität zu Berlin
Philippstr. 13
D-10115 Berlin
Deutschland
e-mail:
st=richter@biologie.hu-berlin.de